

Variabilité phénotypique de *Pseudomonas syringae* pv *syringae* provenant de laurier palme et d'hôtes variés

L Gardan ¹, S Cottin ¹, C Bollet ², G Hunault ³, N Boutefnouchet ²

¹ INRA, station de pathologie végétale et phytobactériologie, 49070 Beaucozéz;

² Hôpital Salvator, 249 bd Ste-Marguerite, 13009 Marseille;

³ Faculté des sciences, bd Lavoisier, 49045 Angers, France

(Reçu le 22 novembre 1989; accepté le 28 février 1990)

Résumé — La criblure bactérienne du laurier palme (*Prunus laurocerasus* L) a été observée pour la 1^{re} fois en France en 1976; elle est due à *Pseudomonas syringae* pv *syringae*. La variabilité phénotypique de 50 souches de *P s* pv *syringae* isolées de laurier palme et de 58 souches de *P s* pv *syringae* isolées d'hôtes variés a été étudiée. Les résultats ont fait l'objet d'une taxonomie numérique. Les souches de laurier palme, étudiées seules, montrent une certaine variabilité puisqu'elles se répartissent en 6 groupes que l'on peut différencier par 15 caractères biochimiques. Comparées aux autres souches de *P s* pv *syringae*, elles se répartissent en 7 groupes caractérisés par 26 caractères biochimiques. Trois souches mal identifiées ne sont pas des *P s* pv *syringae* (U 21-1, 1787, 1701). La souche type de *P s* pv *syringae* a une distance relativement élevée par rapport à la majorité des autres souches.

laurier palme / *Pseudomonas syringae* pv *syringae* / variabilité / taxonomie numérique / identification / biotypage

Summary — Phenotypic heterogeneity of *Pseudomonas syringae* pv *syringae* isolated from cherry laurel and various hosts. Bacterial leaf spot of cherry laurel (*Prunus laurocerasus* L) due to *P s* pv *syringae* was observed first in 1976 in France. The phenotypic variability was investigated in 50 representative strains of *P s* pv *syringae* isolated from cherry laurel and 58 strains of *P s* pv *syringae* isolated from 1950 to 1986 from various host-plants classified in 31 genera (tables I and II). The results of 167 biochemical characters were interpreted in numerical taxonomy by the Jaccard and Sneath coefficient. Strains were clustered using the UPGMA method. Strains of *P s* pv *syringae* isolated from cherry laurel, analyzed separately, were variable since they were classed in 6 groups (plus 10 isolated phenotypes) that were differentiated by 15 chemical characters (table III and fig 1). Compared with the 58 strains of *P s* pv *syringae*, the strains were distributed among 7 groups (plus 10 isolated phenotypes) which are differentiated by 26 biochemical characters (table V and fig 2). Strains of cherry laurel were clustered in 2 groups with other strains of various host-plants (group 2: 5 strains from cherry laurel plus 1 strain from *Phaseolus* sp and group 6: 44 strains from cherry laurel and 25 strains from various host-plants). The type strain of *P s* pv *syringae* was very far from the other strains and not a good type strain. A new strain would therefore have to be chosen. Strains clustered in group 6 could be considered as belonging to species *P s* pv *syringae*. However, this would have to be confirmed by DNA/DNA hybridization. The validity of species *P s* pv *syringae* and the notion of pathovar are discussed.

cherry laurel / *Pseudomonas syringae* pv *syringae* / variability / numerical taxonomy / identification / biotyping

INTRODUCTION

La criblure bactérienne du laurier palme (*Prunus laurocerasus* L) a d'abord été décrite au Canada par de Boer (1980). En France, cette maladie a été observée pour la première fois en 1976 dans la région d'Angers, sur des jeunes plants (cv *Caucasica*) cultivés en plein champ (Gardan *et al*, 1989).

Les symptômes se manifestent essentiellement sur les feuilles, par des taches vitreuses puis brunes, cernées d'un halo chlorotique jaune, qui évoluent en criblure et sur les rameaux herbacés par des nécroses et des chancres. Les dégâts sont importants sur les jeunes plantes en cours de multiplication. Les criblures et la chute des feuilles peuvent rendre invendables jusqu'à 40% des plants. Parmi les

cultivars les plus multipliés en France, le cultivar *Caucasica* est plus touché que les cultivars *Otto Luyken* et *Rotundifolia*.

De 1976 à 1988, 231 souches ont été isolées de lésions et de surface de feuille. Nous présentons d'abord dans cet article, la variabilité des caractères biochimiques des 50 souches isolées de laurier palme, identifiées comme *P s pv syringae*, puis en comparaison avec les 58 autres souches de *P s pv syringae* isolées d'hôtes variés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Souches

Cinquante souches de *P s pv syringae* isolées de laurier palme, représentatives de la collection des 231 souches, ont été retenues d'après leurs origines géographique, variétale et temporelle. La souche type (CFBP n° 1392) sert de témoin.

Cinquante-huit autres souches de *P s pv syringae* ayant été isolées de 1950 à 1986 en France et à l'étranger, d'hôtes variés classés dans 31 genres botaniques, ont été incluses dans l'étude (tableau I).

Tests biochimiques

Le caractère hypersensibilité sur tabac et 19 caractères biochimiques ont été étudiés : production de pigment fluorescent aux UV, de lévane, d'une cytochrome c oxydase et d'une arginine dihydrolase, réduction des nitrates, dégradation de l'esculine, de la gélatine, de la pectine, du polypectate à pH 5 et 8,5, lipolyse du tween 80, production d'acide à partir de saccharose, sorbitol, érythritol, mannitol, alcalinisation du milieu en présence d'acides organiques : DL-lactate, L(+) tartrate et D(-) tartrate (Gardan et Luisetti, 1982).

L'assimilation de 49 sucres, 49 acides organiques et 49 acides aminés a été étudiée en utilisant les galeries 50 CH, LRA 50 AO, LRA 50 AA (Api System, Gardan *et al*, 1984). La croissance à 24 °C est observée jusqu'à 6 j.

Taxonomie numérique

Cent soixante-sept caractères ont été étudiés et le codage logique 1/0 a été utilisé. La matrice des distances a été calculée en utilisant le coefficient de Jaccard et Sneath. L'analyse des grappes a été faite en utilisant la méthode des diamètres moyens des grappes (UPGMA = Unweighted pair group method with averages) (Sokal et Sneath, 1963; Sneath et Sokal, 1973).

Un programme d'identification numérique calcule les paramètres d'identification suivants : la fréquence théorique d'apparition du phénotype dans l'espèce (produit des pourcentages de positivité pour les différentes espèces) qui reflète l'atypie du phénotype, et le pourcentage d'identification (rapport de la fréquence théorique d'apparition du phénotype dans l'espèce à la somme des fréquences d'apparition) (Lapage *et al*, 1973; Bollet *et al*, 1988). Ceci peut permettre de rattacher un phénotype isolé à un groupe.

La mesure de la quantité d'informations apportée par chaque test est appréciée par le calcul du coefficient de capacité de diagnostic (CCD) (Descamp et Véron, 1981).

Tous les calculs ont été réalisés sur un ordinateur IBM 3 090 avec des programmes écrits en Cobol et en Assembleur.

RÉSULTATS

Nous avons d'abord étudié la variabilité des 50 souches provenant de laurier palme entre elles en comparaison avec la souche type de *P s pv syringae* puis, dans un 2^e temps, nous les avons comparées aux 58 souches de *P s pv syringae* isolées d'hôtes variés.

Variabilité des souches isolées de laurier palme

Le dendrogramme des distances des 51 souches (fig 1) donne une bonne idée de la variabilité des souches; sa coupure à la distance 0,081 9 nous donne 6 groupes et 10 phénotypes isolés. L'identification numérique n'a pas permis de rattacher ces phénotypes isolés à un de ces 6 groupes, ce qui paraît logique lorsqu'on examine leur place dans le dendrogramme des distances (fig 1) et qui est confirmé par l'examen de leurs caractères biochimiques comparés à ceux des groupes (tableau II).

Les effectifs des groupes varient de 2 à 15. Les groupes 6 et 2 sont les plus importants puisqu'ils contiennent respectivement 14 et 15 souches. Les individus sont rassemblés dans chaque groupe du fait de leurs propriétés phénotypiques et aucune relation ne peut être faite entre les individus des groupes et les caractéristiques propres des souches : origine, année d'isolement, nature de l'isolement et cultivar (tableau I).

La souche type de *P s pv syringae* (CFBP n° 1392) et la souche U 21-1 sont éloignées des autres souches puisqu'elles s'agrègent à l'en-

Tableau I. Caractéristiques des 58 souches de *P s* pv *syringae* isolées de différentes plantes hôtes. * *CFBP* : Collection française de bactéries phytopathogènes, INRA, Angers, France. *NCPPB* : National Collection of Plant Pathogenic Bacteria, Harpenden, Royaume-Uni. ** Les numéros de souches précédés d'une lettre proviennent de la collection de laboratoire L Gardan.

Hôte d'isolement	N° de la souche *		Lieu	Année	Souche isolée par
	<i>CFBP</i>	<i>NCPPB</i>			
<i>Allium cepa</i>	1787	2737	Japon		Goto M
<i>Callistemon viminalis</i>	1776	2734	Nouvelle-Zélande	1972	Wilkie JP
<i>Citrus clementina</i>	1607	2781	France	1975	Luisetti J
<i>Citrus limon</i>	1703	2307	Italie	1968	Mazzucchi U
<i>Citrus sinensis</i>	1779	2786	Grèce	1962	Panagopoulos CG
<i>Citrus sp</i>	1772	2814	États-Unis	1975	Lai M, Hildebrand DC
<i>Cotoneaster sp</i>	1773	2858	France	1975	Sellwood JE
<i>Crataegus sp</i>	1689	1296	Grande-Bretagne	1961	Jones GE
<i>Cucurbita maxima</i>	1788	2742	Nouvelle-Zélande	1973	Wilkie JP
<i>Cucurbita sp</i>	1780	2804	États-Unis	1967	Schroth MN
<i>Delphinium sp</i>	N12.2**		France	1980	Gardan L
<i>Euphorbia pulcherrima</i>	1777	2739	Nouvelle-Zélande	1972	Dye DW
<i>Evonymus japonicus</i>	1542	2784	France	1974	Gardan L
<i>Forsythia sp</i>	2576		France	1979	Gardan L
<i>Forsythia sp</i>	M10.5		France	1979	Gardan L
<i>Hibiscus esculentus</i>	1760	B1996	Kenya	1965	Hayward AC
<i>Hibiscus sp</i>	1758	798	Australie	1960	Magee CJ, Hayward AC
<i>Juglans regia</i>	700	2777	France	1965	Luisetti J
<i>Lycopersicum esculentum</i>	1789	2749	Australie	1970	Moffett M
<i>Magnolia sp</i>	1678	384	Grande-Bretagne	1956	Lelliott RA
<i>Magnolia sp</i>	P65.4		France	1981	Gardan L
<i>Malus domestica</i>	2559		France	1980	Gardan L
<i>Malus sylvestris</i>	602	2775	France	1964	Ride M
<i>Olea europea</i>	S43.3		France	1983	Gardan L
<i>Oryza sativa</i>	1655	1417	Hongrie	1956	Klement Z
<i>Persea americana</i>	1701	1914	Nouvelle-Zélande	1955	Dye DW
<i>Phaseolus vulgaris</i>	1514		États-Unis	1966	Natti JJ, Rudolph K
<i>Phaseolus vulgaris</i>	1690	1901	États-Unis	1920	Nelson R
<i>Pisum sativum</i>	1765	2689	Nouvelle-Zélande	1970	Taylor JD
<i>Populus canadensis</i> var <i>eugenei</i>	1408	981	Grande-Bretagne	1961	Dowson WJ
<i>Populus sp</i>	600	2776	France	1964	Ride M
<i>Prunus amygdalus</i>	1577	2767	France	1974	Prunier JP
<i>Prunus armeniaca</i>	1578	2768	France	1974	Prunier JP
<i>Prunus armeniaca</i>	1588		Turquie	1973	Rudolph K
<i>Prunus avium</i>	1680	1087	Hongrie	1958	Klement Z
<i>Prunus avium</i>	2006		Nouvelle-Zélande	1974	Young JM
<i>Prunus cerasus</i>	1543		France	1974	Gardan L
<i>Prunuscerasus</i>	2334		France	1981	Prunier JP
<i>Prunus domestica</i>	692		France	1965	Luisetti J
<i>Prunus persica</i>	1582	2779	France	1969	Gardan L
<i>Prunus persica</i>	1584		France	1974	Prunier JP
<i>Prunus triloba</i>	R10.1		France	1982	Gardan L
<i>Prunus triloba</i>	S9.6		France	1983	Gardan L
<i>Pyrus communis</i>	11		France	1957	Ride M
<i>Pyrus communis</i>	311		France	1962	Ride M
<i>Pyrus communis</i>	1391	1105	Grande-Bretagne	1959	Billing E
<i>Rosa sp</i>	1608	2783	France	1975	Luisetti J
<i>Rubus idaeus</i>	1586	2782	France	1974	Luisetti J
<i>Salix matsudana</i> var <i>tortuosa</i>	1692	2052	Grande-Bretagne	1967	Lelliott RA
<i>Salix sp</i>	1771	2745	Nouvelle-Zélande	1968	Watson DRW
<i>Sorghum vulgare</i> var <i>sudanense</i>	1684	2109	Hongrie	1967	Hevesi M
<i>Syringa vulgaris</i>	775	2773	France	1965	Luisetti J
<i>Syringa vulgaris</i>	1392	281	Grande-Bretagne	1950	Sabet KA
<i>Thuja sp</i>	2575		France	1979	Gardan L
<i>Triticum aestivum</i>	1767	2844	États-Unis	1972	Otta JD
<i>Vicia villosa</i>	1763	2678	États-Unis	1975	Ercolani GL
<i>Zea mays</i>	1685	2264	Yougoslavie	1965	Arsenijevic M
<i>Zea mays</i>	1894		France	1978	Samson R

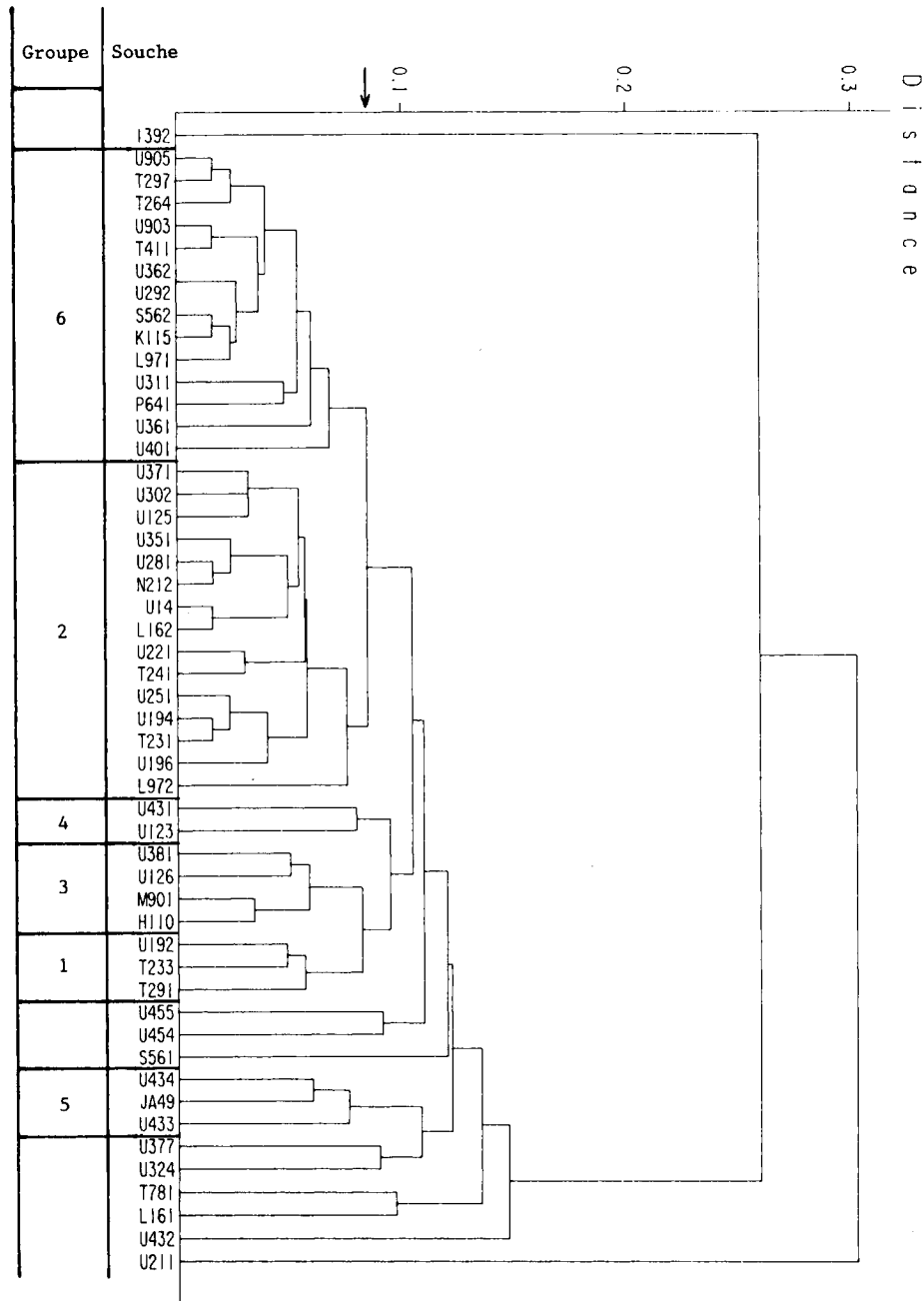


Fig 1. Dendrogramme des distances des 50 souches de *P s* pv *syringae* isolées de laurier palme et de la souche type de *P s* pv *syringae* (CFBP n° 1392).

semble des souches à haut niveau, respectivement aux distances 0,259 et 0,302.

En retenant les CCD les plus élevés de 0,107 à 0,964, on sélectionne les 15 caractères les plus discriminants qui permettent de différencier les 6 groupes et les phénotypes isolés entre eux (tableau III). Sur la base des caractères malonate et glucosamine on définit l'ensemble des groupes 1 + 4 + 5, le groupe 2 et le groupe 6.

Le groupe 1 se distingue du groupe 4 (sarcosine, propionate), du groupe 5 (D-xylose) et du groupe 3 (sarcosine).

Le groupe 6 ne s'individualise du groupe 3 que par des caractères notés d (DL-5-aminovalérate, L-cystéine, sarcosine, itaconitate).

Presque toutes les souches sont DL-lactate et 2-cétoglutarate positives et L(+) tartrate négatives.

Tableau III. Biotypes selon Hildebrand et Schroth (1972) des différentes souches de *P s pv syringae* isolées de laurier palme et d'hôtes variés.

	Sorbitol	Erythritol	DL Lactate	L(+) Tartrate	D(-) Tartrate	Nombre de souches	%
<i>Biotypes des 50 souches de P s pv syringae, isolées de laurier palme</i>							
1	+	+	-	-	+	1	2
2	+	+	+	-	-	1	2
3	+	+	+	-	+	45	90
4	+	+	+	+	+	2	4
5	-	-	+	-	+	1	2
<i>Biotypes des 58 souches de P s pv syringae, isolées d'hôtes différents</i>							
1	+	+	-	-	+	3	5
2	+	+	+	-	-	11	19
3	+	+	+	-	+	37	64
6	+	-	+	-	+	1	2
7	+	-	-	-	+	6	10

Variabilité comparée des souches de *P s pv syringae* isolées de laurier palme et des autres hôtes

Le typage sur la base de 5 caractères classiques de Hildebrand et Schroth (1972) (sorbitol, érythritol, DL-lactate, L(+) tartrate, D(-) tartrate) donne 7 biotypes au total (tableau III). La répartition de l'ensemble des souches dans les différents biotypes montre que le biotype 3 est majoritaire puisqu'il rassemble 90% des souches isolées de laurier palme et 64% des souches provenant de différents hôtes. Le biotype 2 est encore conséquent pour les souches isolées d'hôtes variés puisqu'il rassemble 19% des souches; par contre les autres biotypes sont minoritaires puisqu'ils représentent moins de 10% des souches des 2 provenances.

La souche type de *P s pv syringae* (CFBP n° 1392) est classée dans le biotype 2 et non dans le biotype majoritaire 3.

Le dendrogramme (fig 2) montre la répartition des 108 souches suivant les distances qui les séparent. La coupure du dendrogramme à la distance 0,130 fait apparaître 7 groupes et 10 phénotypes isolés (tableau IV).

Le groupe 1, où figurent 2 répétitions de la souche type de *P s pv syringae*, est le plus éloigné de l'ensemble des autres groupes.

Les souches provenant de laurier palme sont réparties dans le groupe 6 (44) et le groupe 2 (5). Les souches provenant d'hôtes variés sont réparties de façon plus large (22 dans le groupe 6 et 1 seule dans le groupe 2); elles représentent la totalité des groupes 3, 4, 5 et 7 qui ne comprennent que des souches isolées d'hôtes variés. L'identification numérique pourrait permettre de rattacher la souche N 12-2 (isolée de *Delphinium sp*) au groupe 7 puisqu'elle en est très proche; ce n'est pas le cas des 9 autres phénotypes isolés.

En retenant les CCD de 0,334 à 0,112, on sélectionne 25 caractères discriminants qui permettent de bien différencier les 7 groupes entre eux et les 10 phénotypes isolés (tableau IV).

Les caractères glycine, malonate et érythritol permettent de différencier les groupes 1 et 2 des autres groupes.

Le groupe 1 se différencie du groupe 2 par les caractères mésotartrate, L-arginine, succinate, L-histidine et fumarate.

Les groupes 4 et 6 ont respectivement les caractères glycine et malonate d, donc positifs, ou négatifs. Le groupe 4 se différencie du groupe 5 (sarcosine, gélatine, propionate, salicine et L-leucine), du groupe 6 (D-tartrate, L-valine) et du groupe 7 (D-raffinose et L-valine).

Le groupe 6 se distingue du groupe 1 (mésotartrate, L-arginine, succinate, glutarate, L-

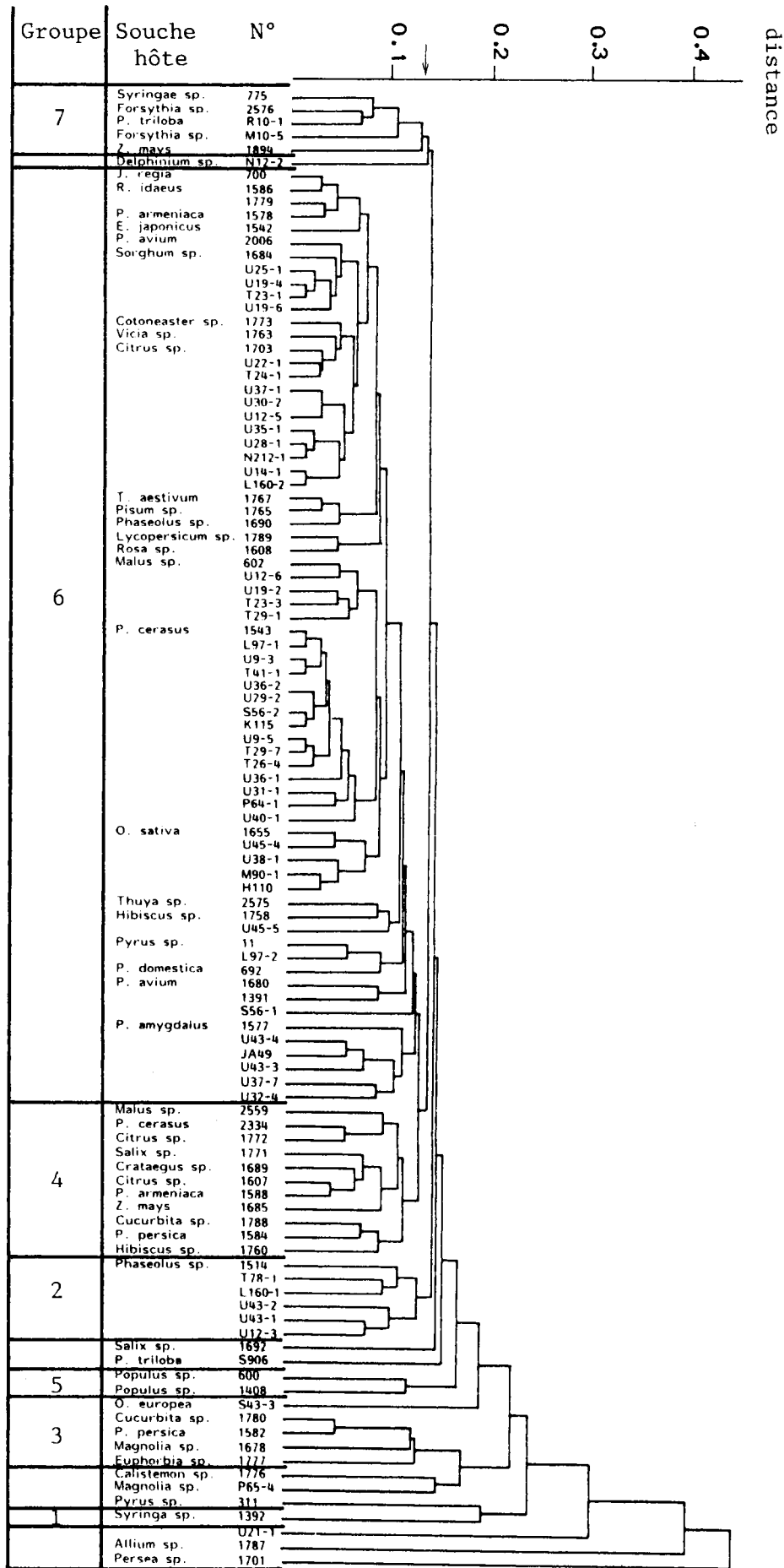


Fig 2. Dendrogramme des distances des 50 souches de *P. s* pv *syringae* isolées de laurier palme et des 58 souches de *P. s* pv *syringae* isolées d'hôtes variés.

cystéine, L-histidine, L-valine et fumarate), du groupe 2 (glutarate, L-cystéine et L-valine), du groupe 5 (salicine, L-leucine).

Les phénotypes isolés ont des caractères différents les uns des autres et se distinguent facilement des 6 groupes par 1 ou plusieurs caractères (tableau IV).

Les biotypes de Hildebrand et Schroth (1972) et les groupes phénotypiques que nous avons délimités ne coïncident pas; l'ensemble des 69 souches du groupe 6 appartiennent au biotype 3 mais les autres biotypes sont répartis au hasard parmi les groupes phénotypiques.

DISCUSSION

Les souches isolées de lésions ou à la surface des feuilles de laurier palme et identifiées comme *P s* pv *syringae* ont des caractères biochimiques variés. Ces 50 souches ont des caractères biochimiques que ne semblent pas en relation avec la provenance géographique, la date d'isolement, le cultivar, le type de lésions ni le pouvoir pathogène sur l'hôte homologue.

Comparées à d'autres souches de *P s* pv *syringae* isolées d'hôtes variés, elles sont classées pour la majorité dans le groupe 6 (44 souches) mais aussi dans le groupe 2 (5 souches) (fig 2). Ces dernières, quoique isolées de lésions, sont pathogènes ou non sur l'hôte homologue.

Les groupes 2, 4, 6 et 7 pourraient correspondre en fait à l'espèce *P s* pv *syringae*; pour le confirmer il serait nécessaire d'examiner leurs positions relatives par rapport aux autres pathovars de *P syringae*.

Le choix des caractères biochimiques définissant chaque groupe est facilité par le calcul, pour chaque test, du coefficient de capacité de diagnostic (CCD). La présence d'un certain nombre de caractères notés d nous a obligés à retenir un plus grand nombre de caractères biochimiques.

Sur la base des caractères de Hildebrand et Schroth (1972), la variabilité des caractères biochimiques d'un plus ou moins grand nombre de souches de *P s* pv *syringae* provenant d'abricotier (Gardan *et al*, 1973), de pêcher (Dowler et Weaver, 1973) et de vigne (Luisetti et Gagnard, 1987) a été mise en évidence.

Dans notre étude il n'y a pas de corrélation entre le biotype réalisé selon Hildebrand et Schroth (1972) et les groupes phénotypiques obtenus en taxonomie numérique. Le système de biotype que nous proposons, utilise 15 tests

au lieu de 5, ce qui pourrait lui donner une assise génomique plus grande.

La souche référence de *P s* pv *syringae* isolée de lilas il y a 40 ans est éloignée de l'ensemble des autres souches étudiées : ce n'est donc pas une bonne souche type et il faudrait choisir une autre souche médiane ou centrotypique au sein du groupe 6 (Véron, 1982).

Certaines souches sont abusivement identifiées comme *P s* pv *syringae* c'est le cas de 3 phénotypes isolés : U 21-1, 1787 et 1701 mais probablement aussi d'autres phénotypes isolés et des souches des groupes 1, 3 et 5.

«Le terme de pathovar définit des souches ou des groupes de souches ayant des caractéristiques identiques ou similaires, différenciées à un niveau infraspécifique d'autres souches de la même espèce ou sous-espèce sur la base d'une pathogénicité distincte sur un ou plusieurs hôtes» (Young *et al*, 1978; Dye *et al*, 1980). Ce concept a été utilisé pour classer les *Pseudomonas* fluorescents phytopathogènes des groupes 1 et 2 de Lelliott *et al* (1966) isolés d'hôtes variés sans que le pouvoir pathogène croisé sur les autres hôtes ait été vérifié.

Il semble que plusieurs de ces pathovars soient, en fait, des espèces taxonomiques : *P syringae* pv *savastanoi* est ainsi phénotypiquement distinct des autres pathovars; en effet son pourcentage d'hybridation ADN/ADN avec *P s* pv *syringae* est de 43%, réciproquement ce dernier s'hybride à 60% avec *P s* pv *savastanoi* (Gardan *et al*, 1987).

Une étude taxonomique basée sur les caractères phénotypiques et les hybridations ADN/ADN de tous les pathovars de *P syringae* permettra seule de clarifier la situation.

RÉFÉRENCES

- Bollet C, Gullian C, Chaudet H, Fichet B, Aragon A, de Micco P (1988) Identification des principales espèces du genre *Serratia* par une galerie simplifiée. *Ann Inst Pasteur/Microbiol* 139, 337-349
- de Boer SH (1980) Leaf spot of cherry laurel caused by *Pseudomonas syringae*. *Can J Plant Pathol* 2, 235-238
- Descamps P, Véron M (1981) Une méthode de choix des caractères d'identification basée sur le théorème de de Bayes et la mesure de l'information. *Ann Inst Pasteur/Microbiol* 132B, 157-170
- Dowler WM, Weaver DJ (1973) Characterization of green fluorescent *Pseudomonas* isolated from apparently healthy dormant peach trees. *Journées*

- d'études sur les bactéries du groupe Pseudomonas syringae*, Angers, France, 91-94
- Dye DW, Bradbury JF, Goto A, Hayward AC, Lelliott RA, Schroth MN (1980) International standards for naming pathovars of phytopathogenic bacteria and a list of pathovar names and pathotype strains. *Rev Plant Pathol* 59, 4, 153-168
- Gardan L, Luisetti J (1982) *Méthodes d'isolement et d'identification des bactéries phytopathogènes*, ENITH Angers, 32 pp
- Gardan L, Prunier JP, Luisetti J, Belzegues JJ (1973) Études sur les bactérioses des arbres fruitiers. VII Responsabilité de divers *Pseudomonas* dans le dépérissement bactérien de l'Abricotier en France. *Rev Zool Agric Pathol Vég* 4, 112-120
- Gardan L, Morando B, Guinebretière JP (1984) The use of a micromethod of auxanogram and data analysis for identification of *Pseudomonas*. *Proc of the 2nd Working group on Pseudomonas syringae pathovars*, Athènes, 37-39
- Gardan L, Abu Ghorrah M, Grimont PAD, Grimont F (1987) Identification and pathogenicity of *Pseudomonas syringae* pv *savastanoi*. In: *Proc of 3rd international Working group on Pseudomonas pathovars*, Lisbonne, 6-8
- Gardan L, Digat B, Krauze A, Cottin S, Lemaire F (1989) La criblure bactérienne du laurier palme. *Pépinéristes Horticulteurs Maraîchers*, 294, 29-35
- Hildebrand DC, Schroth MN (1972) Identification of the fluorescent *Pseudomonads*. In: *Proc of the 3rd Intern Conf on Plant Pathogenic Bacteria*, Wageningen, 14-21 Avril 1971, 281-287
- Lapage SP, Bascomb S, Wilcox WR, Curtis MA (1973) Identification of bacteria by computer: general aspects and perspectives. *J Gen Microbiol* 77, 273-290
- Lelliott RA, Billing E, Hayward AC (1966) A determinative scheme for the fluorescent plant pathogenic *Pseudomonads*. *J Appl Bacteriol* 29, 470-489
- Luisetti J, Gaignard JL (1985) Bacterial populations in buds and probability of frost injury on grape vine. In: *6th Intern Conf on Plant Pathogenic Bacteria* (Civerolo EL, ed) 983-993
- Sneath PHA, Sokal RR (1973) *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. Freeman, San Francisco
- Sokal RR, Sneath PHA (1963) *Principles of numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco
- Véron M (1982) *Taxonomie bactérienne* (L Le Minor, M Véron, eds). Flammarion, Paris, 80-97
- Young JM, Dye DW, Bradbury JF, Panagopoulos CG, Robbs CF (1978) A proposed nomenclature and classification for plant pathogenic bacteria. *NZJ Agric Res* 21, 153-177